云 南 植 物 研 究 2003，25（4）：377～396
Acta Botanica Yunnanica

中生代银杏类植物系统发育、分类和演化趋向*

周志炎
（中国科学院南京地质古生物研究所，江苏 南京 210008）

摘要：长期以来银杏类植物化石分类都依据营养叶形态为基础。由于叶形态的多型性和异源性，导致分类和系统发育解释的紊乱。根据对保存完好的繁殖器官（胚珠器官）系统发育分析结果所作的银杏目分类表明中生代除了银杏和银杏科以外，至少还存在着 3～5 个已灭绝的科级单元。此方案把已知其繁殖器官的成员和仅仅根据营养器官建立起来的分类位置不明的属严格地区分开来，并注明各科的限定性特征和已知成员的地质地理分布。银杏目植物自古生代起源，至早中生代以后朝着不同的方向辐射，呈现出丰富的多样性并经历了错综复杂的演化过程，其总的演化趋向是退缩：叶片扁化、蹼化和融合；胚珠器官简化，胚珠增大、数目减少，珠柄趋于消失。

关键词：中生代；银杏目；银杏；化石；分类；系统发育；演化
中图分类号：Q 914 **文献标识码**：A **文章编号**：0253－2700(2003)04－0377－20

Mesozoic Ginkgoaleans：Phylogeny，Classification and Evolutionary Trends

ZHOU Zhi-Yan
(*Nanjing Institute of Geology and Palaeontology*，*Chinese Academy of Sciences*，Nanjing 210008，China)

Abstract：In this article，the recent progress made in studies of Mesozoic ginkgoaleans，especially those of the Chinese material，is summarized with a brief review of the origin and distribution of ginkgoaleans in the geological history. For a long time，our knowledge of ginkgoaleans has been obtained mainly from fossil leaves that are of little taxonomic and phylogenetic significance. The proposed classification was based on phylogenetic analyses of well-preserved taxa of which not only vegetative organs，but ovulate organs were known. It is supplemented here with the defining features，and geological and geographical distribution of the extinct families. The taxonomic positions of taxa for vegetative organs are left undetermined unless they are found related to reproductive organs. The general evolutionary trends of ginkgoaleans since Permian was reduction of both vegetative and reproductive organs in spite of being greatly diversified in morphology in the Jurassic and Early Cretaceous time.

Key words：Mesozoic；Ginkgoales；*Ginkgo*；Fossils；Classification；Phylogeny；Evolution

* **基金项目**：国家重点基础研究发展规划项目 G2000277700 和自然科学基金 49372080，39930020 提供资助
收稿日期：2003－02－17，2003－04－07 接受发表
作者简介：周志炎（1933－）男，研究员，中科院院士，主要从事中生代古植物学研究。

1 概略回顾

1.1 银杏类化石记录

银杏（*Ginkgo biloba* L.）是曾经在地质历史时期植被中扮演过重要角色的银杏类（银杏目或纲）的硕果仅存的代表，现仅在我国有自然生长的植株（He 等，1997）。银杏类有着大量的化石记录（Jongmans 等，1971～1973），但对这一类植物的兴衰和演化过程人们至今仍所知不多。除了带普遍性的化石记录不完整的缘故以外，主要还因为：现今银杏是一种孑遗分子。虽然它为人们了解银杏类植物提供了珍贵的实际材料，它本身所保存的性状有限。在这样的基础上去辨识地质历史时期已灭绝的同类成员是十分困难的。

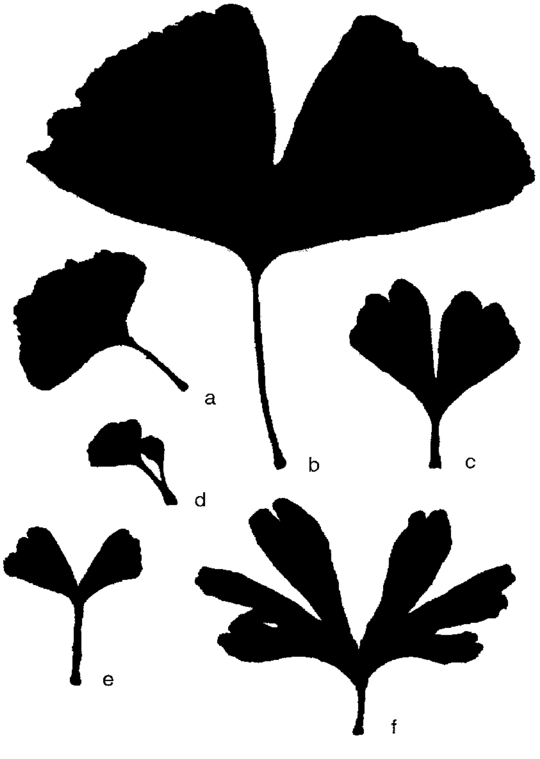


图1 现生银杏叶的多型性（据 Seward 1919，重绘）a，b，f 示叶片不同程度的分裂状况；c，d，e 为未充分发育的叶

Fig. 1 Leaf polymorphism of *Ginkgo biloba* L. (Redrawn from Seward 1919) a，b，f showing different degree of dissection；c，d underdeveloped leaves

1.1.1 营养器官化石的局限性

目前所知银杏类化石绝大多数只是营养器官，叶，鳞片和长、短枝等，繁殖器官非常罕见。这些营养器官化石主要是依据它们是否和银杏的形态相近似而确定其归属的（Florin，1936a；Tralau，1968；Harris 等，1974）。实践已证明，仅仅依靠营养器官的性状进行分类是不可靠的。以往归入银杏类的化石中有相当一部分已被后来的研究所否定。银杏的两裂叶片和两歧分叉（呈扇状）的叶脉虽然在现生种子植物中是很有特征的，但只是原始的或近祖的（plesiomorphic）性状。古生代泥盆纪（约三亿五千万年前）的孢子植物，如 *Prototaxites* 等，也具有相似的外观（李星学等，1981）。这些早期的孢子植物就曾被误认为是银杏类的成员或先驱。目前已知，上述这些叶片和叶脉的性状甚至也不能作为区别银杏类和其它一些已灭绝的种子植物的标志。和银杏类在繁盛时期和地域分布上几乎一致的茨康目（Czekanowskiales）就是一个典型的代表。这类植物的营养枝、叶不论在外形上，还是角质层的构造都难以和银杏类相区别。它同样具有长、短枝，两歧分叉的叶片和叶脉，长期以来被当作已灭绝的银杏类成员（Florin，1936a；Tralau，1968），直至其繁殖器官得到详细研究以后才有人对它们的归属提出疑问，认为和银杏类关系相当疏远（Harris，1951，1976；Pant，1959；Krassilov，1972）。

银杏类植物本身的进一步分类也同样由于营养器官缺乏比较可靠的性状依据而十分混乱。虽然叶角质层分析法的应用提高了鉴定的正确性（Thomas，1913；Ôishi，1933；Harris，1935；Florin，1936b；Samylina，1956；Lundblad，1959），在较高级别（属以上）的

分类中其作用仍相当有限。银杏类叶的多型性（polymorphism）和异质性（heterogeneity）更增加了正确分类的难度和复杂性。对这些问题进行分析和研究有助于我们对银杏类进行科学和合理的分类。

1.1.2　营养器官的多型性和异质性

银杏并不具有亚种或居群的分化，通常人们仅根据其种子的形状和大小等区分为若干品种（He 等，1997）。不过，它的叶仍显示出相当可观的变异性（图 1）。有许多学者曾在这方面做过研究和讨论（Seward 等，1900；Seward，1919；Kräusel，1917；Porterfield，1924；Sahni，1933；Hara，1997）。营养叶形态变异主要和植株的年龄，枝条的性质，生长发育的顺序以及环境的差异有关。地质历史时期银杏类的叶也呈现出类似的、有时甚至更为明显的多型性。由于分散保存，更增加了人们对它们进行分类和鉴定的难度。

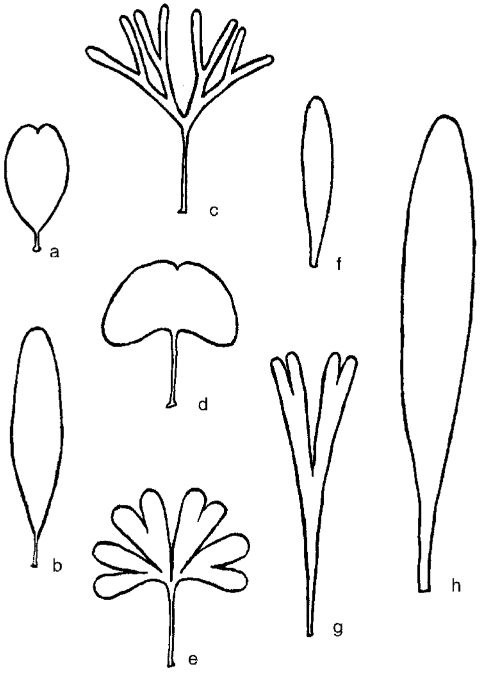


图 2　银杏类的基本叶型 a. 准银杏型；b. 桨叶型；c. 拜拉型；d，e. 银杏或似银杏型；f. 假托勒利叶型；g. 楔拜拉型；h. 舌叶型

Fig. 2　Basic leaf morphological types of ginkgoaleans
a. *Ginkgodium*；b. *Eretmophyllum*；c. *Baiera*；d，e. *Ginkgo* or *Ginkgoites*；f. *Pseudotorellia*；g. *Sphenobaiera*；h. *Glossophyllum*

中生代银杏类营养器官种类繁多，但大体上可归纳为以下 8 个基本类型或形态属（Zhou，1997）：拜拉（*Baiera* Braun），桨叶（*Eretmophyllum* Thomas），准银杏（*Ginkgodium* Yokoyama），似银杏（*Ginkgoites* Seward），银杏枝（*Ginkgoitocladus* Krassilov），舌叶（*Glossophyllum* Kräusel），假托勒利叶（*Pseudotorellia* Florin）和楔拜拉（*Sphenobaiera* Florin）(图 2)。这些形态属直至今日仍常被当作银杏类化石的基本分类单元来应用，其中有些甚至被视为具有划分属级或科级自然分类的价值（Tralau，1968；Krassilov，1970，1972；Harris 等，1974）。实际上，一些研究得比较清楚的成员，包括营养器官形态变异范围较清楚的和已知其繁殖器官的，它们的叶普遍具有多型性（表 1），而且不同叶型之间还有形态上的过渡和重叠的现象（Zhou，1997）。结合繁殖器官化石的资料更进一步证实形态相近、属于同一叶型的叶实际上并不都属同一分类单元（表 2）。最明显的例子是银杏型的叶化石似银杏，它可以在银杏科以外的两个已灭绝的科中出现。卡肯果科和义马果科都具有不同于银杏的繁殖器官，然而其营养叶却有时无法和似银杏相区别（Archangelsky，1965；Zhou，1997；Zhou 等，1992）。长期以来，正是由于繁殖器官化石的贫乏，人们不得不依靠营养器官的证据，以致造成银杏类分类上的混乱和演化历史的混沌不明。

1.2　银杏类的起源和地质时期的分布

1.2.1　银杏类的起源

关于银杏类源自何种植物和出现的大致时间至今还没有确切的证据和得到公认的结论。

表 1 具有多种叶型的一些中生代银杏植物（据 Zhou，1997 修改）

Table 1 Selected Mesozoic ginkgolaeans bearing more than one type of leaves (Modified from Zhou 1997)

分类单元	地质时代	地区	叶型
* *Ginkgo yimaensis*（Zhou 等，1989）	中侏罗世	中国	GI，GD
Ginkgo insolita（Samylina 等，1991）	中侏罗世	西伯利亚西部	GI，E，S
Ginkgo longifolius（Harris 等，1974）	早、中侏罗世	英国	GI，B
Ginkgo dahllii（Manum 等，1991）	中侏罗世	挪威	GI，GD，E，S
Ginkgoites jampolensis（Krassilov，1972）	晚侏罗世	俄罗斯	GI，B
* *Yimaia hallei*（Zhou 等，1992）	中侏罗世	中国	B，GI
Baiera polymorpha（Samylina，1963）	早白垩世	俄罗斯	B，GI
Baiera manchurica（Krassilov，1972）	晚侏罗世至早白垩世	俄罗斯	B，GI
* *Karkenia incurva*（Archangelsky，1965）	早白垩世	阿根廷	GI
* *Karkenia asiatica*（Krassilov，1972）	晚侏罗世	俄罗斯	S
* *Karkenia hauptmannii*（Kirchner 等，1994）	早侏罗世	德国	S，E，L？
Sphenobaiera boeggildiana（Harris，1935）	早侏罗世	格陵兰	S，E，GD
Sphenobaiera gyron（Harris 等，1974）	中侏罗世	英国	S，E
Sphenobaiera nipponica（Kimura 等，1984）	早侏罗世	日本	S，E，GD
* *Grenana angrenica*（Samylina，1990）	中侏罗世	中亚	B？，S？

* 表示该分类单元系根据繁殖器官确立的。GI 似银杏；L 舌叶；S 楔拜拉；B 拜拉；E 桨叶；GD 准银杏

* Taxa with an asterisk are based on reproductive organs. GI *Ginkgoites*; L *Glossophyllum*; S *Sphenobaiera*; B *Baiera*; E *Eretmophyllum*; GD *Ginkgoidium*

表 2 不同型式的叶在自然分类单元中分布情况（据 Zhou，1997 略作修改）

Table 2 Distribution of different types of ginkgoalean leaves in natural taxa (After Zhou 1997, slightly modified)

叶型或形态属	自然单元（或基于繁殖器官的单元）	
	属	科
拜拉	义马果，格雷纳果？	义马果科，银杏科？
桨叶	卡肯果，银杏	卡肯果科，银杏科
准银杏	银杏，卡肯果？	卡肯果科？，银杏科
似银杏	银杏，卡肯果，义马果	卡肯果科，银杏科，义马果科
舌叶	？	？
假托勒利叶	乌马托鳞片，？	乌马托鳞片科，？
楔拜拉	银杏？，卡肯果，格雷纳果？	卡肯果科，银杏科？
银杏枝		已知中生代银杏类各科

除了生殖方式和胚胎发育比较原始并和苏铁类相近外（王伏雄等，1983；Hori 等，1997），从形态学的角度来看，它的密木型次生木质部，腋生的生殖枝以及两歧分叉的叶片和叶脉等形态都可以在古松柏类和科达类中见到。它们在泥盆纪后共同起源于前裸子植物的可能性很大（Crane，1985，1988；Doyle 等，1986，1987；Zhou，1991），也有人认为银杏类是直接、或经由华丽木目（Callistophytales）自前裸子植物（Progymnosperms）中演化出来的（Stewart 等，1993；Taylor 等，1993；Archangelsky 等，1990）。近年有学者从分子系统学研究，认为有些细胞器（叶绿体和线粒体）基因 *rbc*L（ribulose-1，5-bisphosphate carboxylase）序列和核糖体核酸 rRNA 序列说明银杏同苏铁类近似的程度超过同松柏类和买麻藤类（Hasebe，1997），但也有的研究获得不尽相同的结论（Chase 等，1993；Doyle 等，1994；Donoghue，1994）。梅茵（Meyen，1984，1987）提出银杏类自种子蕨起源的学说也未能得到学术界的支持（Stewart 等，1993；Beck，1985）。

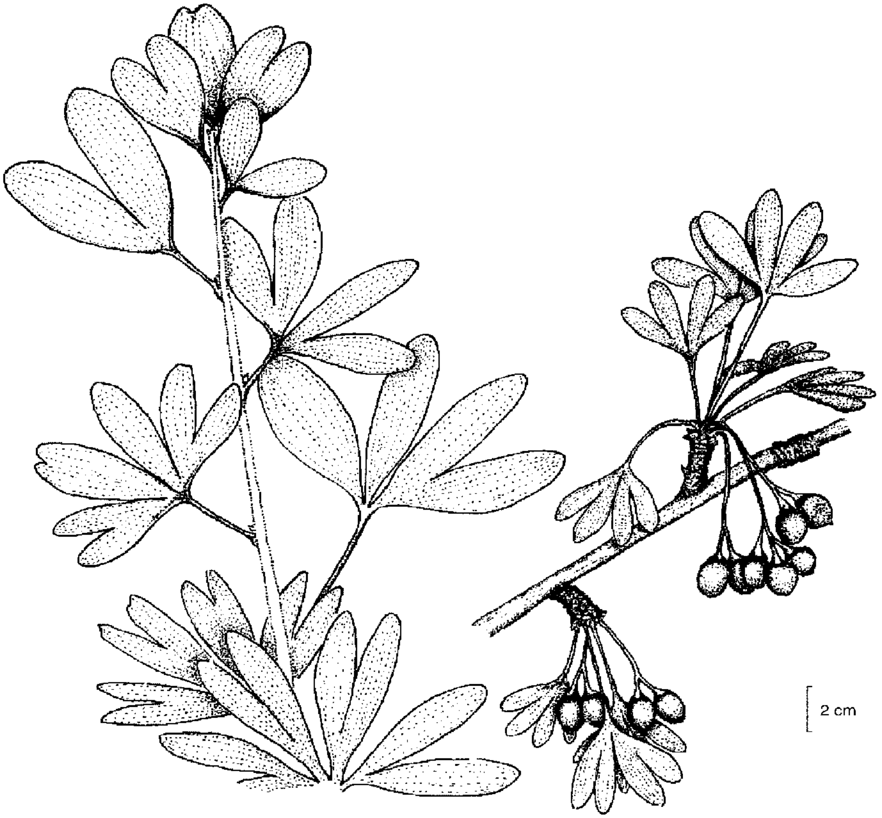


图 3　义马银杏复原图（据 Zhou 等，1989）

Fig. 3　Reconstruction of *Ginkgo yimaensis*（From Zhou & Zhang，1989）

1.2.2　地质历史时期的分布

目前公认可靠的银杏类化石可追溯至近二亿七、八千万年以前。法国南部早二叠世奥通期（Autunian）的毛状叶（*Trichopitys*）（图 5，6，7）保存有完整的营养叶和雌性繁殖器官（Florin，1949）。它仅具长枝。枝上的叶重复两歧分叉，但尚未扁化，实际上还是一种营养顶枝系统。繁殖枝（或胚珠簇）腋生，分叉；叉枝顶部各有一个向内弯转的胚珠。在晚二叠世时，已有叶片扁化的但尚不具有叶柄的营养叶化石楔拜拉（*Sphenobaiera*）出现（Florin，1936a）。二叠纪末地球环境剧变并没能使银杏类灭绝。在早、中三叠世一度沉寂后到晚三叠世又得到发展，至侏罗纪和早白垩世达到了这类植物的鼎盛时期。当时种类繁多（Zhou，1997），在形态上有了很大的分异，在地域上分布遍及世界各大洲（Tralau，1967，1968；Holmes，1995）。像许多其它裸子植物一样，当被子植物于早白垩世晚期迅速崛起时，银杏类急剧衰落。晚白垩世以后除了个别纪录以外已经没有银杏科以外的种类存在。已发现的多种叶和少量繁殖器官化石都已在很大程度上和现生的银杏近似（Crane 等，1990；Samylina，1967；Rothwell 等，1997）。

至于银杏属，其历史可远溯至约一亿八千万年前的早侏罗世（Tralau，1967，1968）。

我国的义马银杏（图 3），就是已知最古老和保存最完整的一种。经过侏罗纪至早白垩世的繁盛期后，银杏属的种急剧减少。晚白垩世和第三纪早期（古近纪）在欧亚大陆和北美高纬度地区呈环极分布。随着温湿气候带的转移银杏植物自北向南迁徙，至晚中新世（约一千万年前）在北美绝迹；至上新世（约一百七十万年前）以后已不再生存在欧洲（Tralau，1967，1968；Wolf，1987；Kovar-Eder 等，1994；Samylina，1967）。东亚是银杏类植物的最后栖息地。我国目前尚无始新世以后的银杏大化石纪录（中国科学院北京植物研究所等，1978；李星学等，1995）。在东瀛邻国日本渐新世、中新世和上新世，甚至更新世早期沉积中都有银杏叶化石发现（Uemura，1997）。有的和现生银杏十分相似，但尚无繁殖器官的记载。现今仅在我国生存的银杏究竟是由于始新世以后在某种避难所里躲过了旱热或冰期的严酷环境得以幸存的，还是在一度灭绝后又从日本重新迁入的，是一个尚待解决的、饶有兴味的问题。

2 鼎盛时期的银杏类

银杏类植物大约自二亿多年前（晚三叠世）开始进入了繁盛时期。这一时期持续近一亿年至早白垩世末结束。当时不仅有银杏科、银杏属，还生存着至少 3～5 个已灭绝的科级演化支系（Zhou，1997）。不过，对银杏属是否确实在中生代已经出现这个问题一直众说纷纭，只是在我国发现义马银杏以后才得到满意的解答。

2.1 义马银杏 – 目前所知银杏属最古老的种

晚三叠世以后所发现的、形态近似现生银杏的叶部化石以往多被归于似银杏属（*Ginkgoites*），或直接归入银杏属（Florin，1936a；Tralau，1968）。有的学者甚至主张把银杏属的范围扩大到包括裂片细狭的拜拉属（*Baiera*）（Czier，1998）。实际上，现有证据表明至少后者的部分种应另属于已灭绝的义马果科。前面已经指出，这种仅仅依据营养叶形态、缺乏繁殖器官方面可靠证据的分类不仅把自然分类位置全然不同的叶化石都混同地归在一起，而且属于同一种植物的叶也常被不同的作者归入不同的属名之下，甚至同一作者在处理上都前后矛盾（Harris，1935；Harris 等，1974；Florin，1936a；Heer，1876），使得自然属和人为的形态属界线不清，造成分类上的混乱。令人困惑的是：尽管中生代相似的叶化石不少，和现生银杏相近的繁殖器官却在很长一段时期里一直没有发现。有不少学者因此怀疑，当时是否已有真正的银杏属分子生存（Hughes，1976；Thomas 等，1987）。卡肯果（*Karkenia*，见后）的发现（Archangelsky，1965）更使人们对银杏属是否真的像以往所推测的那样有着漫长的历史产生怀疑。此种化石虽具有银杏型的叶（*Ginkgoites*）和短枝等，其繁殖器官形态构造却和银杏的有很大的区别。在英国约克郡侏罗纪植物群中后来虽曾发现了一些十分破碎的银杏型的胚珠器官和花粉器官（Harris 等，1974；Van Konijnenburg-van Cittert，1971，1972）但并不能从根本上消除人们的疑问。

80 年代中期章伯乐等在河南义马煤矿北露天矿的侏罗纪义马组中找到了义马银杏（*Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang，1989）（图 3；图版Ⅰ），其叶具长柄，叶片大多深裂为 4～8 个倒卵形至倒披针形的宽裂片。胚珠器官和现生种成熟的胚珠器官不同在于其胚珠较小，仅为现生种的 1/3，但数目较多（有 2～4 个），且分别顶生在长的珠柄上。共同保存的长、短枝和花粉和现生种形似。在叶片和胚珠的解剖构造上它们也大致相同，都具有特

征的溶生性树脂体，只是叶角质层有所区别。银杏类繁殖器官化石十分罕见。分散保存的、形似现生银杏的胚珠化石以往在侏罗纪曾有发现，但从未找到过一个完整的胚珠器官。义马银杏的发现把可靠的银杏属记录推前到了侏罗纪早期。不仅如此，由于保存完美，有利于对叶和胚珠器官、甚至其中的大孢子膜的显微和超微结构进行研究（Zhou 等，1989；Zhou，1993）。这一发现对银杏属系统发育和演化趋向等问题的探讨和了解都有重要价值（Zhou，1991，1997；周志炎，1990，1994），为国内外古植物学教科书和专著广泛采用和引证（Friis，1989；Lemoigne，1988；Taylor 等，1993；Watson 等，1999；杨关秀，1994）。

图 4　赫勒义马果复原图（据 Zhou 等，1992）

Fig. 4　Reconstruction of *Yimaia recurva*（After Zhou & Zhang，1992）

2.2　义马果和其它已绝灭的银杏类植物

2.2.1　义马果

义马果（*Yimaia* Zhou et Zhang）的模式种（*Yimaia recurva*）（Zhou 等，1988，1992）也产于我国河南义马侏罗纪含煤地层义马组中。它是一种在总柄上顶生 8～9 个紧挤、无柄的、直生和有时外弯胚珠的雌性繁殖器官（图 4；图版 Ⅱ），共同保存的是一种拜拉型的叶以及分散的鳞片和长、短枝。以往曾有和拜拉型叶共同保存的雌性繁殖器官发现的报道，但化石不是十分破碎、性质可疑（Schenk，1867），就是材料太少未能深入研究（Black，1929）。义马果的胚珠结构和银杏相同，在珠被中也含有树脂体。它和银杏不同的是胚珠较多，且直接着生在总柄顶端，不具珠托，常向外弯转。其营养叶（*Baiera hallei*）和银杏型的叶颇相似，但叶片深裂，裂片细狭，一般只含 2～3 条脉。已知的长、短枝和鳞片等则都和银杏的基本相同。义马果代表着不同于银杏的一个独立的演化支系（evolu-

tionary lineage)。它的发现和研究是中生代银杏类的又一重要的进展（Kenrick 等，1995），也为研究同类化石提供了有价值依据和参证（Kirchner，1992）。

2.2.2 其它一些已灭绝的重要银杏类植物

自20世纪60年代以来，在国外也发现若干重要的银杏类植物化石。为便于讨论中生代银杏类分类，系统发育和进化趋向，特择要简介如下：

1）卡肯果属（*Karkenia* Archangelsky）（图6），其模式种 *Karkenia incurva*（Archangelsky，1965）发现在阿根廷早白垩世地层中。这种雌性繁殖器官的总柄上着生多达百个、细小并具有短珠柄的胚珠。它们不具珠托，直生或内弯，其内部结构与银杏相似，珠被中也含树脂体，不过珠心和珠被分离。共同保存的叶基本上是银杏型的。已知的短枝和银杏的外观相同。

2）托勒兹果属（*Toretzia* Stanislavsky）（图6），其模式种 *T. angustifolia*（Stanislavsky，1971，1973）发现在乌克兰顿涅茨盆地晚三叠世地层中，具长、短枝，枝上着生鳞片包裹的芽和螺旋状排列的、具两条平行脉的带状叶，其胚珠器官可能自叶腋伸出，由一个总柄和单独顶生的、倒转的胚珠构成（Zhou，1997）。

3）乌马托鳞片属（*Umaltolepis* Krassilov）（图6），其模式种 *U. vachrameevii*（Krassilov，1972）产于西伯利亚布列亚河流域晚侏罗世地层中。这种雌性繁殖器官由一个短柄和顶生的苞片组成。柄的基部具鳞片。种子据推测可能单独着生在苞片的远极面，和苞片贴生。共同保存的叶为线形、披针形、长舌形或镰刀形，不具明显的叶柄。叶片中也发现了树脂体。

4）施迈斯内果属（*Schmeissneria* Kirchner et Van Konijnenburg-van Cittert）（图6），其模式种 *S. microstachys*（Presl）产于德国早侏罗世沉积中（Kirchner 等，1994）。雌性繁殖器官由一个主轴和若干螺旋状排列的、有时具柄的珠托组成。每一个珠托中含一枚成熟后具翅的种子。叶带状或舌形，不具叶柄。

5）格雷纳果属（*Grenana* Samylina）（图6），其模式种 *G. angrenica*（Samylina，1990）发现在中亚侏罗系中。胚珠着生在成对的珠托中。叶不具柄，两歧分叉；裂片细狭。

3 系统发育和演化趋向

近30多年来，特别是近10年来在我国、中亚和欧洲陆续发现的这些有价值的银杏类化石使我们有可能对银杏类作系统发育分析，并在此基础之上提出新的银杏目分类方案，对银杏类植物的演化趋向进行探讨。

3.1 系统发育分析

3.1.1 性状分析

分析各个单元的共同衍征（synapomorphy）的分布状况来重建这一类植物系统发育的分支型式，寻找 Hennig（1966）含义上的严格的单系类群。对于性状的极向（polarity）或普遍性程度的估量和确定采用外类群比较法（outgroup comparison）。现生成员的个体发育信息在分析中被视为最重要的一项证据（Nelson 等，1981；Rothwell，1987）。同时，对于植物体演化具有普遍重要意义的理论，如 Zimmermann（1952，1959）的顶枝学说（Telome Theory）以及各成员的所在层位和时代等也都结合在一起予以考虑。简约性原则（law of parsimony）用于减少性状之间的冲突（如平行演化、趋同和反向）。

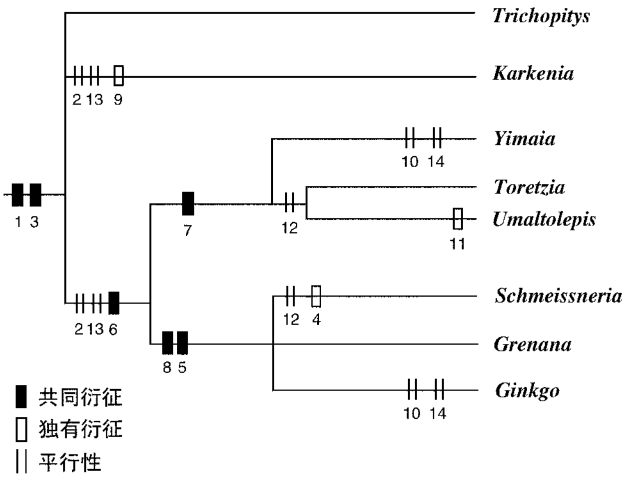


图5　银杏类最简约的分支系统（支序）图（据 Zhou 1997，改动）

Fig. 5　One of the most pasimonius cladograms of ginkgoaleans (From Zhou 1997, slightly modified)

在系统发育分析中（周志炎，1989；Zhou，1991，1997），先后选取当时已知的保存最完整、研究最清楚的银杏类成员作为材料：早二叠世的毛状叶（*Trichopitys*），晚三叠世的托勒兹果（*Toretzia*），侏罗纪至现代的银杏（*Ginkgo*），侏罗纪的义马果（*Yimaia*）和格雷纳果（*Grenana*），早侏罗世的施迈斯内果（*Schmeissneria*），侏罗纪的和晚侏罗世至早白垩世的卡肯果（*Karkenia*）和乌马托鳞片（*Umaltolepis*）。除了银杏以外，这些化石属都是依据繁殖器官建立的。在分析中把那些已知或推测分别属于同一植物的营养器官也结合在一起进行考虑。选择古松柏类和科达类（Cordaitales）作为银杏类的外类群，因为它们和银杏类在系统发育关系上最为相近（Chamberlain，1934；Florin，1949；Emberger，1954；Bierhorst，1971；Pant，1959；Crane，1985，1988；Doyle 等，1986，1987）。其它还有种种有关银杏类起源和亲缘关系的假说（Stewart 等，1993；Stein 等，1987；Meyen，1984，1987）未予采纳。后来还根据新资料以古生代银杏类的代表毛状叶为外类群作了进一步分析。毛状叶除了具有腋生的、简单的具胚珠短枝这一银杏类共同衍征以外，在各个性状上都显出原始性。图5为采用分支系统分析软件 Hennig 86，1.5 对有关数据进行处理后得出的最简约的中生代银杏目植物分支系统（支序〕图之一（性状分析和数据矩阵等详见 Zhou，1997）。这一分支图和先前以古松柏类和科达类为外类群进行分析所得出的最简约的分支图是一致的。图中，*Trichopitys* 都和所有的中生代银杏植物构成一对姊妹群。中生代成员和它的区别是普遍地具有（一级）短枝，扁化并在不同程度上融合的叶以及不同程度上退缩的胚珠器官。它们至少可分为3个不同的支系。卡肯果无疑地代表着独特的一支，不过，另两个支系内的成员彼此并不是分解得很清楚的。这是由于化石材料所保存的性状比较有限，而且有些性状很少具有系统发育方面的意义之故。很显然，现阶段的分析还是很初步的。

3.2　银杏目新分类方案

作者1997年在系统发育分析的基础之上建议对银杏植物重新进行分类。兹将该方案稍作增补予以重新公布，同时注明银杏科以外各科的限定性特征（defining features）、已知成员和它们的地质、地理分布如下：

银杏目 Ginkgoales

毛状叶科 Trichopityaceae

限定性特征：营养叶，苞片和腋生的胚珠器官（二级短枝）疏松螺旋状着生在长枝上；胚珠小，具珠柄，向内弯转；叶未扁化且不具明显的叶柄。

成员及其分布：仅毛状叶属，分布在法国早二叠世奥通期沉积中。

卡肯果科 Karkeniaceae

限定性特征：繁殖（二级）短枝上胚珠小而多，向内弯转，具珠柄，紧密排列。珠被和珠心分离。（叶呈 *Ginkgoites*，*Sphenobaiera* 或 *Eretmophyllum* 型）

成员及其分布：卡肯果属分布在阿根廷下白垩统，西伯利亚上侏罗统，德国及我国早、中侏罗世地层中。

乌马托鳞片科 Umaltolepidiaceae

限定性特征：一级短枝之上仅有 1 个或少数（2～3 个）胚珠生在已强烈退缩的苞片腋部或与之相贴生。（叶全缘、无柄，部分呈 *Pseudotorellia* 型）

成员及其分布：乌马托鳞片属发现在西伯利亚上侏罗统和下白垩统以及我国华北、东北早白垩世和河南中侏罗世地中。托勒兹果属除原产于乌克兰上三叠统外，可能在我国东北下白垩统也有产出。

施迈斯内果科 Schmeissneriaceae

限定性特征：繁殖（二级）枝上螺旋状着生多个单生或成对的胚珠；胚珠具翅，基部为珠托包围。雄性繁殖器官为 *Stachyopitys* 型。（叶全缘、无柄）

成员及其分布：施迈斯内果属产于德国下侏罗统。

义马果科（转移名称）Yimaiaceae（nom. transl.）

限定性特征：多个大型的胚珠直接簇生在总柄（二级短枝）的顶端。未成熟的胚珠器官具很短的珠柄。（叶深裂，*Baiera* 型或偶呈 *Ginkgoites* 型）

成员及其分布：仅义马果属，见于英国、德国及我国下侏罗统世和中侏罗统。

银杏科 Ginkgoaceae

成员及其分布：银杏属在北半球早侏罗世起有可靠记录。格雷纳果属的叶呈 *Sphenobaiera* 或 *Baiera* 型，仅见于中亚侏罗系。

附 录

1. 银杏目的形态属或器官属

拜拉（*Baiera* Braun in Münster，1843），桨叶（*Eretmophyllum* Thomas，1913），准银杏（*Ginkgodium* Yokoyama，1889），似银杏（*Ginkgoites* Seward，1919），银杏枝（*Ginkgoitocladus* Krassilov，1972），舌叶（*Glossophyllum* Kräusel，1943a），假托勒利叶（*Pseudotorellia* Florin，1936a），楔拜拉（*Sphenobaiera* Florin，1936a），穗花（*Stachyopitys* Schenk，1867），蒜形籽（部分）（*Allicospermum* Harris，1935，*pro parte*），石花（部分）（*Antholithus*，*Antholithes* Brongniart，1822，*pro parte*），托勒利叶（*Torellia* Heer，1870）。

2. 了解、研究不够的或和已建立的分类单元不易分清的银杏类分子

Baierella Potonie（1933），*Baierophyllites* Jain et Delevoryas（1967），*Eretmoglossa* Barale（1981），*Euryspatha* Prynada（见 Takhtajan 等，1963），*Furcifolium* Kräusel（1943b），*Kalantarium* Dobruskina（1980），*Kirjamkenia* Prynada（1970），*Leptotoma* Kiritchkova et Samylina（1979），*Nehvizdya* Hluštik（1977），*Sphenobaierocladus* Yang 和 *Sphenobaieroanthus* Yang（杨贤河，1986）

新分类主要的特点是把研究得比较清楚的、尤其是那些已知其繁殖器官的单元和一些依据营养器官建立起来的单元严格地区别开，并且把一些含义不清楚或有待进一步研究的

单元在方案中明确地表示出来。这样做避免了形态分类带来的纠纷，有利于一些有价值的形态（器官）属的继续应用，同时也指明了存在的问题和今后银杏类植物化石的研究方向。这一方案只是初步和相当粗略的。有待今后继续寻找银杏类化石成员并对它们进行全面详细的研究来作修订和补充。象雄性繁殖器官和渗矿化茎干与枝条等对系统发育分析有着重要价值的证据因比较零星而未在分析中加以利用，也应是今后工作的重点。

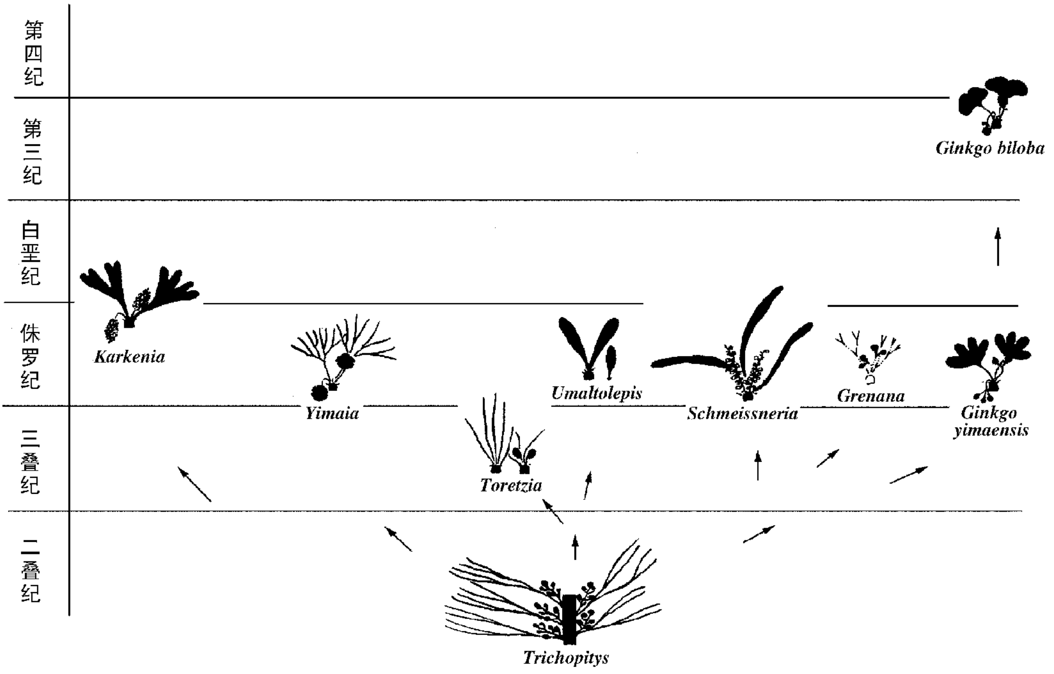


图 6　银杏目各重要分子自“原型”毛状叶辐射演化示意图

Fig. 6　Schematic drawing showing radiation of the different lineages of ginkgoaleans from the archetype *Trichopitys*

3.3　银杏类的演化趋向

在已知保存较完整的银杏类化石中，最老的毛状叶所具有的性状，除了雄性繁殖器官不明外，都显示出原始性。因此，在估量银杏类演化趋向时可以把它作为一个“原型”（archetype，Urform）或其近似物来看待（Zhou，1991）。地质年代较新的、形形色色的银杏类（目）成员都可能是从这样一个原型朝着不同的方向辐射出来的，尽管在目前还没有证据表明它和某些中生代成员之间有任何直接的延续关系。

卡肯果科的雌性繁殖器官和毛状叶最为相近，只是前者的胚珠数目远远多于后者，且呈紧密排列。卡肯果胚珠众多或许只是在总体是退缩趋向中的一种局部的反向。在松柏目杉科和柏科中也有类似的趋向（Florin，1951）。不过，也不能排除这样的可能性，即它的直接祖先繁殖短枝上的胚珠数原来就比毛状叶多得多。卡肯果的珠被仍和珠心分离，在银杏目中是原始的性状。卡肯果属的营养叶是毛状叶型营养顶枝系统扁平化（planation）、蹼化（webbing）和融合（fusion）的结果。有意义的是在这个化石属中可以清楚地看到营养叶的演变过程。侏罗纪成员的营养叶不具柄，呈楔拜拉型或桨叶型（不完全叶）（Krassilov，

1972；Kirchner 等，1994；Zhou 等，2002)，而早白垩世的成员已具有明显的叶柄（趋向完全叶）(Archangelsky，1965)。

乌马托鳞片科的一级短枝上只具单个或极少数（2～3 个）繁殖器官（二级短枝），显示出它们可能是毛状叶型的原型经过强烈退缩的结果（Zhou，1991)。乌马托鳞片是银杏目中唯一具贴生苞片和繁殖枝最简化的成员，其着生苞片的柄基部具有鳞片表明它应相当于一级短枝而不是二级短枝。此科的营养叶似为顶枝系统中的中枝（mesomes）的退缩和顶枝的扁化、蹼化和融合的结果（Zimmermann，1959；Zhou，1991)。

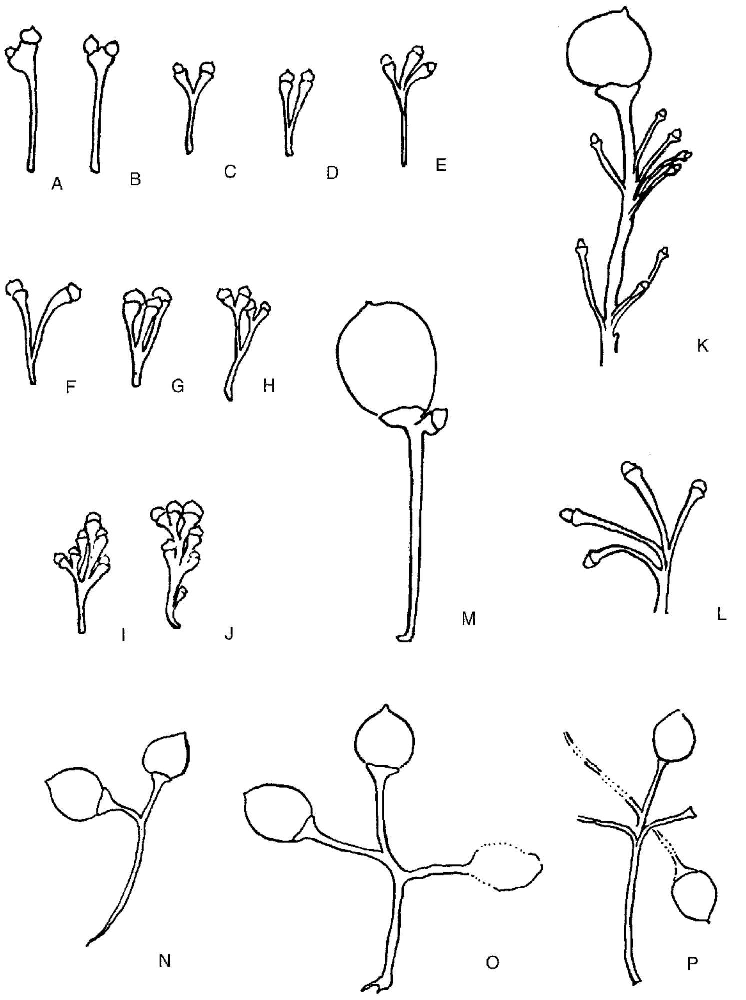


图 7 现生和化石银杏胚珠器官的比较 A-L. 现生银杏未成熟的、不育的和畸形的胚珠器官；M. 正常发育的成熟胚珠器官；N-P. 义马银杏的胚珠器官，有 2－3（－4）个胚珠生在长的珠柄上，与现生银杏未成熟的胚珠器官 C-H 相似。原大（据周志炎，1994，插图 1，2 综合）

Fig. 7 Comparison of ovulate organs of fossil and living ginkgos A-L. Immature, aberrant or teratologic organs of living ginkgo; M. A well-developed mature organ; N-P. Ovulate organs of *G. yimaensis*, with 2－3 (－4) ovules on the pedicels, similar to the immature organs C-H of the living species, in natural size (From Zhou, 1994, textfig. 1 and 2)

施迈斯内果的营养叶也是顶枝系统扁化、蹼化和融合而成的，尚未具有叶柄；其胚珠器官可能和银杏的一样是经过珠柄退缩、顶端特化成珠托的结果。它的胚珠具翅是银杏目中独特的，但在被视为和银杏目平行演化的姊妹群－松柏目中（如松科）却是常见的。很可能施迈斯内果的直接祖先的繁殖（二级）短枝比毛状叶的长而且具有更多的胚珠。

义马果科和银杏科的营养叶都是毛状叶的顶枝系统的顶枝和部分中枝扁化、蹼化和在不同程度上融合的结果。银杏和义马果的胚珠器官明显地是和毛状叶型的胚珠簇同源的。在义马果中，总柄（二级短枝）的退缩，珠柄随之消失，胚珠增大，造成总柄顶端紧密簇生胚珠的状态。只是目前还不清楚，义马果的外弯的胚珠是由毛状叶型胚珠转化而来，还是本来就是直接源自具外弯胚珠的祖先？

很久以前，Florin（1949）在研究毛状叶时就已经指出其繁殖器官和现生银杏幼年期或不育的和畸形的胚珠器官酷似。我国发现的侏罗纪义马银杏在形态上界于两者之间，而更接近于后者。这一发现提供了银杏类胚珠器官的珠柄退缩和最终消失、胚珠体积不断增加和数目相应减少这一演变过程的实证。在银杏属内侏罗纪的成员（义马银杏和英国的 *G. huttonii*）胚珠仅为现生种的 1/2 ~ 1/3 大小，但一般在一个总柄上有 2 个、3 个甚或 4 个的，而且着生在很长的珠柄上（周志炎，1994）。我国新发现的一种早白垩世的银杏，其胚珠器官形态介于侏罗纪的和晚白垩世以后的银杏之间，还具多胚珠但成熟的胚珠不再具有珠柄（Zhou 等，2003）。晚白垩世的成员胚珠仍然不大（Rothwell 等，1997）。早第三纪（Crane 等，1991）和现生银杏的胚珠器官则通常只有一个成熟的大型胚珠，另一个败育，并且不具珠柄。以个体发育的资料作比较，义马银杏型的胚珠器官只相当于银杏胚珠器官个体发育的早期阶段。也就是说：现生银杏的胚珠器官在个体发育的轨迹上达到了中生代早期银杏所未曾到达过的阶段。这样的过程属于异时发育（heterochrony）中的超越形成（peramorphosis）（周志炎，1994）。对银杏叶和大孢子膜的研究证明它们同样可能是超越形成的（Zhou，1991，1993）。

银杏作为一种多年生乔木，是以巨大的植株和漫长的生命、以及不断产生有限成活的幼株的方式来生存和繁殖的。这种生存策略在理论生态学中被称为 k 型策略（k-strategy）。它生存的环境接近于生态饱和，通常较稳定，有利于缓慢生长、性成熟推迟和个体增大、属于超越形成范畴的超期发生（hypermorposis）（Gould，1977；McKinney，1986）的选择方向。可以推测现生银杏和第三纪 *Ginkgo adiantoides* 的不具珠柄的胚珠器官正是义马银杏型的胚珠器官在 k 型选择压力下产生的。随着体积趋于增大，种子数目相应减少而且直接着生在较粗强的总柄上，是一种为了解决种子重量和支持强度矛盾的适应性变化（周志炎，1994）。

银杏植物自近二亿七、八千万年前的毛状叶向着上述各个不同的方向辐射，其营养器官演化的总趋向是退缩。细弱的顶枝系统向不完全叶演变，最终达到有叶片和叶柄分化的完全叶；叶片融合、蹼化和扁平化；部分长枝退缩为一级短枝。这一过程可能发生在二叠纪和三叠纪之交或最迟在晚三叠世以前。繁殖短枝也是趋向退缩。二级繁殖短枝不断退缩，最终导致珠柄消失；胚珠数目减少，但体积增大，只在卡肯果科中有所例外。有意义的是，不论营养器官还是繁殖器官，上述演化趋向在不同的支系中大体上呈现出平行性（parallelism）。当然，在银杏类植物中性状的异级性（heterobathmy）或镶嵌分布（mosaic

distribution）现象也是存在的，表现为进步的衍生性状和原始的性状在一些成员中同时并存，如乌马托鳞片科的成员雌性繁殖器官都强烈地退缩了，而它门的叶却仍然是无柄的和不完全的。施迈斯内果和格雷纳果的情况也是如此。

4 结语

我国是银杏这一珍贵植物最后栖息地，同时又是一些古老和保存完整的银杏化石的产地。此外，我国自晚古生代以后陆相沉积十分发育，银杏类的化石丰富，等待着我们去发掘和采集。我们有优越的自然条件，也有能力对银杏植物进行深入的研究，攀登学术高峰，作出应有的贡献。

致谢 本文论及的义马银杏和义马果化石都是章伯乐（志刚）全家发现和采集的，同时在有关研究成果中还包含着他个人的贡献，已故的桑少华为采集化石付出了艰辛的劳动。袁文伟、王春朝为插图进行电脑操作，宋之耀、陈周庆协助拍摄和翻印照片。

〔参 考 文 献〕

中国科学院北京植物研究所，南京地质古生物研究所《中国新生代植物》编写组，1978. 中国植物化石，第2册，中国新生代植物［M］. 北京：科学出版社，1—232

李星学，周志炎，郭双兴，1981. 植物界的发展和演化［M］. 北京：科学出版社，1—184

李星学，周志炎，蔡重阳等，1995. 中国地质时期植物群［M］. 广州：广东科技出版社，1—542

杨关秀，1994. 古植物学［M］. 北京：地质出版社，1—330

Archangelsky SA，1965. Fossil Ginkgoales from the Tico flora，Santa Cruz Province，Argentina［J］. *Bull Br Mus*（*Nat Hist*），*Geology*，**10**：121—137

Archangelsky SA，Cueneo R，1990. *Polyspermophyllum*，a new Permian gymnosperm from Argentina，with consideration about the Dicranophyllales［J］. *Rev Palaeobot Palynol*，**63**：117—135

Barale G，1981. *Eretmoglossa*，nouveux genre de Ginkgophytes dans les calcaires lithographiques du Crétacé inférieur de la Sierra du Montsech（Espagne）［J］. *Ilerda*，**42**：51—61

Beck CB，1985. Gymnosperm phylogeny—a commentary on the views of S. V. Meyen［J］. *Bot Rev*，**51**：273—294

Bierhorst DW，1971. Morphology of vascular plants［M］. New York & London：Macmillan & Collier-Macmillan，1—560

Black M，1929. Drifted plant-beds of the Upper Estuarine Series of Yorkshire［J］. *Qt J Geol Soc London*，**85**：389—437

Braun CFW，1843. Beiträge zur Urgeschischte der Pflanzen. In：Münster GG，Beiträge zur Petrefactenkunde，Vol. 6［M］. Bayreuth：F C Birmer，1—25

Brongniart A，1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général，et sur ceux des terrains de sédiment supérieur en particulier［J］. *Mem Mus Nat Hist Nat*（*Paris*），**8**：203—348

Chamberlain CJ，1934. Gymnosperms-structure and evolution［M］. Chicago：Chicago Univ Press，1—484

Chase MW，Soltis DE，Olmstead RG，*et al*，1993. Phylogenetics of seed plants：an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbc*L［J］. *Ann MO Bot Gard*，**80**：528—580

Crane PR，1985. Phylogenetic analyses of seed plants and the origin of angiosperms［J］. *Ann MO Bot Gard*，**72**：716—793

Crane PR，1988. Major clades and relationships in the" higher "gymnosperms［A］. In：Beck CB，Origin and evolution of gymnosperms［C］. New York：Columbia Univ Press，218—272

Crane PR，Manchester SR，Dilcher DL，1990. A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte formation（Paleocene）near Almont，North Dakota［J］. *Fieldiana*（*Geol*），new ser，**20**：1—63

Czier Z，1998. *Ginkgo* foliage from the Jurassic of the Carpathian basin［J］. *Palaeontol*，**41**（2）：349—381

Dobruskina IA，1980. Stratigraphic position of Triassic plant-bearing beds of Eurasia［J］. *Trudy Geol In-ta AN SSSR*，**346**：1—163（in Russian）

Donoghue MJ，1994. Progress and prospects in reconstructing plant phylogeny［J］. *Ann MO Bot Gard*，**81**：405—418

Doyle JA，Donoghue MJ，1986. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms：an experimental cladistic approach［J］. *Bot Rev*，**52**：321—431

Doyle JA，Donoghue MJ，1987. The importance of fossils in elucidating seed phylogeny and macroevolution［J］. *Rev Palaeobot Palynol*，**50**：63—95

Doyle JA，Donoghue MJ，Zimmer EA，1994. Integration of morphology and ribosomal RNA data on the origin of angiosperms［J］. *Ann MO Bot Gard*，**81**：419—450

Emberger L，1954. Sur la Ginkgoales et queques rapprochements avec d'autres groupes systematiques［J］. *Sven Bot Tidskr*，**48**：361—367

Florin R，1936a. Die fossilien Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen alten，I. Spezieller Teil［J］. *Palaeontogr*，Abt. B，*Palaeophytol*，**81**：71—73

Florin R，1936b. Die fossilien Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen alten，II. Allgemeiner Teil［J］. *Palaeontogr*，Abt. B，*Palaeophytol*，**82**：1—72

Florin R，1949. The morphology of *Trichopitys heteromorpha* Saporta，a seed plant of Palaeozoic age，and the evolution of female flowers in the Ginkgoinae［J］. *Acta Horti Bergiani*，**15**（5）：79—109

Florin R，1951. Evolution in cordaites and conifers［J］. *Acta Horti Bergiani*，**15**（11）：258—282

Friis EM，1989. Palaeobotany［J］. *Progr Bot*，**51**：262—277

Gould SJ，1977. Ontogeny and phylogeny［M］. Cambridge，Mass：Harvard Univ Press，1—501

Hara N，1997. Morphology and anatomy of vegetative organs in *Ginkgo biloba*［A］. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba* — A global treasure from biology to medicine［C］. Tokyo：Springer Verlag，3—15

Harris TM，1935. The fossil flora of Scoresby Sound，East Greenland，4［J］. *Medd Grønland*，**112**：1—176

Harris TM，1951. The fructification of *Czekanowskia* and its allies［J］. *Philos Trans R Soc London*，Ser. B，**235**：483—508

Harris TM，1976. The Mesozoic gymnosperms［J］. *Rev Palaeobot Palynol*，**21**：119—134

Harris TM，Millington W，Miller J，1974. The Yorkshire Jurassic flora，IV［M］. London：Br Mus（Nat Hist）Publ，1—150

Hasebe M，1997. Molecular phylogeny of *Ginkgo biloba*：close relation between *Ginkgo biloba* and cycads［A］. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba*—A global treasure from biology to medicine［C］. Tokyo：Springer Verlag，173—181

He SA，Gu Y，Pang ZJ，1997. Resources and prospects of *Ginkgo biloba* in China［A］. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba*—A global treasure from biology to medicine［M］. Tokyo：Springer Verlag，373—383

Heer O，1870. Die Miocene flora und fauna Spitzbergens［J］. *K Sven Vet Akad Handl*，**8**（7）：1—98

Heer O，1876. Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und der Amurlandes［J］. *Mém Acad Imp Sci St Pétersbg*，Ser. 7，**22**：1—222

Hennig W，1966. Phylogentic systematics［M］. Urbana：Univ Illinois Press，1—263

Hluštik A，1977. The nature of *Podozamites obtusus* Velenovsky［J］. *Sbor Nar Muz Praha*，Ser. B，**30**（4–5）：173—186

Holmes WBK，1995. *Ginkgo biloba*，the last of an illustrious line—the fossil record of the Ginkgoales，with special reference to Gondwana occurrences［J］. *Intn Dendrol Soc Year Book*，38—43

Hori T，Miyamura S，1997. Contribution to the knowledge of fertilization of gymnosperms with flagellated sperm cells：*Ginkgo biloba* and *Cycas revoluta*［A］. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba*—A global treasure from biology to medicine［C］. Tokyo：Springer Verlag，67—84

Hughes NF，1976. Palaeobiology of angiosperm origin［M］. Cambridge：Cambridge Univ Press，1—242

Jain RK，Delevoryas T，1967. A Middle Triassic flora from the Cackeuta Formation，Minas de Petroleo，Argentina［J］. *Paleontol*，**10**：557—589

Jongmans WJ，Dijkstra SJ，1971～1973. Fossilium catalogus，Part 2，Vol. 79—83，Gymnospermae，I–IV［M］. Gravenhage：Uitgeverij Dr Junk，1—558

Kenrick P，Friis EM，1995. Palaeobotany of land plants [J]. *Progr Bot*，**56**：372—395

Kimura T，Tsujii M，1984. Early Jurassic plants in Japan，vol. 6 [J]. *Trans Proc Palaeont Soc Japan*，New Ser，**133**：265—287

Kirchner M，1992. Untersuchungen an einigen Gymnospermen der fränkischen Rhät-Lias-Grenzsichten [J]. *Palaeontogr*，Abt. B，*Palaeophytol*，**224**：17—61

Kirchner M，Van Konijnenburg-van Cittert JHA，1994. *Schmeissneria microstachys* (Presl，1833) Kirchner et Van Konijnenburg-Van Cittert，*sp. nov.*，plants with ginkgoalean affinities of Germany [J]. *Rev Palaeobot Palynol*，**83**：199—215

Kiritchkova AI，Samylina VA，1979. On the peculiarities of leaves of some Mesozoic Ginkgoales and Czekanowskiales [J]. *Bot Zh*，**64**：1529—1538 (in Russian)

Kovar-Eder J，Givulescu L，Hably L，*et al*，1994. Floristic changes in the areas surrounding the paratethys during Neogene time [A]. In：Boulter MC，Fisher H C，Cenozoic plants and climate of the Arctic [C]. Berlin：Springer Verlag，347—369

Krassilov VA，1970. An approach to the classification of Mesozoic ginkgoalean plants from Siberia [J]. *Palaeobotanist*，**18**：12—19

Krassilov VA，1972. Mesozoic flora from the Bureja river basin (Ginkgoales and Czekanowskiales) [M]. Moscow：Nauka，1—152 (in Russian)

Kräusel R，1917. Über die variation von *Ginkgo biloba* L. und ihre Bedeutung für die Paläobotanik [J]. *Centralbl Miner*，63—68

Kräusel R，1943a. Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder Österreich und von Neuewelt bei Basel [J]. *Palaeontogr*，Abt. B，*Palaeophytol*，**87**：59—93

Kräusel R，1943b. *Furcifolium longifolium* (Seward) n. comb.，eine Ginkgophyte aus dem Solenhofener Jura [J]. *Senkenbergiana*，**26**：426—433

Lemoigne Y，1988. La flore au cours des temps géologiques，I [J]. *Geobios* Spec Mem，**10**：1—384

Lundblad AB，1959. Studies in the Rhaetic-Liassic floras of Sweden，II，1. Ginkgophyta from the mining district of the NW Scania [J]. *K Sven Vet Akad Handl*，Ser. 4，**6**：1—38

Manum SB，Bose MN，Vigran JOs，1991. The Jurassic flora of Andoya，northern Norway [J]. *Rev Palaeobot Palynol*，**68**：233—256

McKinney ML，1986. Ecological causation of heterochrony：a test and implications for evolutionary theory [J]. *Paleobiol*，**12** (3)：282—289

Meyen SV，1984. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeney as evidenced by the fossil records [J]. *Bot Rev*，**50**：1—111

Meyen SV，1987. Fundamentals of palaeobotany [M]. London & New York：Chapman & Hall，1—432

Nelson G，Platnick N，1981. Systematics and biogeography [M]. New York：Columbia Univ Press，1—567

Ôishi S，1933. A study on the cuticles of some Mesozoic gymnospermous plants from China and Manchuria [J]. *Sci Rep Tohuku Imp Univ*，Ser. 2，**12**：239—252

Pant DD，1959. The classification of gymnospermous plants [J]. *Palaeobotanist*，**6** (2)：65—70

Porterfield WM，1924. Sexual dimorphism and leaf variation in *Ginkgo biloba* L. [J]. *China J Sci Arts*，**2**：255—265

Potonie R，1933. Über einige Pflanzenreste aus dem Jura Persiens [J]. *Arbeit Inst Paläobot Peterogr Brennsteine*，**3**：247—250

Prynada VD，1970. Fossil flora of the Corvunchansk formation，Lower Tunguska river basin [M]. Moscow：Nauka，1—80 (in Russian)

Rothwell GW，1987. The role of development in plant phylogeny：a paleobotanical perspective [J]. *Rev Palaeobot Palynol*，**50**：97—114

Rothwell GW，Holt B，1997. Fossils and phenology in the evolution of *Ginkgo biloba* [A]. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba* — A global treasure from biology to medicine [C]. Tokyo：Springer Verlag，223—230

Sahni B，1933. On some abnormal leaves of *Ginkgo* [J]. *J Ind Bot Soc*，**12** (1)：50

Samylina VA，1956. Epidermal structure in leaves of the genus *Sphenobaiera* [J]. *Dokl Akad Nauk SSSR*，**106** (3)：537—539 (in Russian)

Samylina VA，1963. The Mesozoic flora of the lower course of the Aldan River [J]. *Palaeobotanica*，**4**：59—139 (in Russian with English summary)

Samylina VA，1967. On the final stages of the history of the genus *Ginkgo* L. in Eurasia ［J］. *Bot Zh*，**52**：303—316（in Russian）

Samylina VA，1990. *Grenana*-a new genus of seed ferns from the Jurassic deposits of Middle Asia ［J］. *Bot Zh*，**75**（6）：846—650（in Russian）

Samylina VA，Markovich EM，1991. On the Jurassic flora of Nazaravsk coalfield（Western Siberia）［J］. *Bot Zh*，**76**：322—333（in Russian）

Schenk A，1865－1867. Die fossile der Grenzschichten des Keupers und Lias，Frankens ［M］. Wiesbaden：Kreidel Verlag，1—128

Seward AC，1919. Fossil plants，IV ［M］. Cambridge：Cambridge Univ Press，1—543

Seward AC，Gowan J，1900. The maidenhair tree（*Ginkgo biloba* L.）［J］. *Ann Bot*（*Lond*），**14**：109—154

Stanislavsky FA，1971. Fossil flora and stratigraphy of Upper Triassic sediments in the Donetz basin（Rhaetian flora from Raick）［M］. Kiev：Naukova Dumka，1—140（in Russian）

Stanislavsky FA，1973. The new genus *Toretzia* from the Upper Triassic of the Donetz basin and its relation to the genera of the order Ginkgoales ［J］. *Paleontol Zh*，（1）：88—96（in Russian）

Stein WE，Beck CB，1987. Paraphyletic groups in phylogentic analysis：Progymnospermopsida and Prephanerogames in alternative views of seed plant relationships ［J］. *Bull Soc Bot Fr*，*Actual Bot*，**134**（2）：107—119

Stewart WN，Rothwell GW，1993. Paleobotany and the evolution of plants ［M］. 2nd edition. Cambridge：Cambridge Univ Press，1—521

Takhtajan AL，Vakhrameev VA，Radtschenko GP，1963. Gymnosperms and angiosperms. In：Orlov A，Osnovy paleontologii，15 ［M］. Moscow：Gosgeoltekhizdat，1—743（in Russian）

Taylor TN，Taylor EL，1993. The biology and evolution of fossil plants ［M］. New Jersey：Printice Hall，1—982

Thomas BA，Spicer RA，1987. The evolution and palaeobiology of land plants ［M］. London & Sydney：Croom Helmm，1—309

Thomas HH，1913. On some new and rare Jurassic plants from Yorkshire：*Eretmophyllum*，a new type of ginkgolaean leaf ［J］. *Proc Cambr Philos Soc*，**17**：256—262

Tralau H，1967. The phytogeographic evolution of the genus *Ginkgo* L. ［J］. *Bot Notis*，**120**：409—422

Tralau H，1968. Evolutionary trends in the genus *Ginkgo* ［J］. *Lethaia*，**1**：63—101

Uemura K，1997. Cenozoic history of *Ginkgo* in East Asia ［A］. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba*—A global treasure from biology to medicine ［C］. Tokyo：Springer Verlag，207—221

Van Konijnenberg-van Cittert JHA，1971. *In situ* gymnosperm pollen from the Middle Jurassic of Yorkshire ［J］. *Acta Bot Neerl*，**20**（1）：1—96

Van Konijnenberg-van Cittert JHA，1972. Some additional notes on male gymnosperm fructifications from the Jurassic flora of Yorkshire ［J］. *Acta Bot Neerl*，**21**（1）：95—98

Wang FX（王伏雄），Chen ZK（陈祖铿），1983. A contribution to the embryology of *Ginkgo* with a discussion on the affinity of the Ginkgoales ［J］. *Acta Bot Sin*（植物学报），**25**（3）：199—207

Watson J，Lydon SJ，Harrison NA，1999. Consideration of the genus *Ginkgoites* Seward and a redescription of two species from the Cretaceous of Germany ［J］. *Cret Res*，**20**：719—734

Wolf JA，1987. An overview of the origins of modern vegetation and flora of the northern Rocky Mountains ［J］. *Ann MO Bot Gard*，**74**：785—803

Yang XH（杨贤河），1986. *Sphenobaierocladus*-a new ginkgophytes genus（Sphenobaieraceae n. fam.）and its affinities ［J］. *Bull Chendu Inst Geol Mineral Resources*，*Chin Acad Geol Sci*（中国地质科学院成都地质矿产研究所所刊），**7**：49—58

Yokoyama M，1889. Jurassic plants from Kaga，Hida and Echizen ［J］. *J Coll Sci Imp Univ Tokyo*，**3**：1—66

Zhou ZY，1991. Phylogeny and evolutionary trends of Mesozoic ginkgoaleans—a preliminary assessment ［J］. *Rev Palaeobot Palynol*，**68**：203—216

Zhou ZY，1993. Comparative ultrastructure of fossil and living ginkgoalean megaspore membrane ［J］. *Rev Palaeobot Palynol*，**78**：167—182

Zhou ZY，1997. Mesozoic ginkgoalean megafossils：a systematic review ［A］. In：Hori T，*et al*，*Ginkgo biloba*—A global treasure from biology to medicine ［C］. Tokyo：Springer Verlag，183—206

Zhou ZY，Zhang Bole，1988. Two new ginkgoalean female reproductive organs from the Middle Jurassic of Henan Province [J]. *Chin Sci Bull*，**33**（14），1201—1203

Zhou ZY，Zhang Bole，1989. A Middle Jurassic *Ginkgo* with ovule-bearing organs from Henan，China [J]. *Palaeontogr*，Abt. B，*Palaeophytol*，**221**：113—133

Zhou ZY，Zhang Bole，1992. *Baiera hallei* Sze and associated ovule-bearing organs from the Middle Jurassic of Henan，China [J]. *Palaeontogr*，Abt. B，*Palaeophytol*，**224**：151—169

Zhou ZY，Zhang Bole，Wang YD，*et al*，2002. A new *Karkenia*（Ginkgoales）from the Jurassic Yima formation，Henan，China and its megaspore membrane ultrastructure [J]. *Rev Palaeobot Palynol*，**120**：91—105

Zhou ZY（周志炎），1989. Phylogenetic interrelationships and evolutionary trends of Mesozoic ginkgoaleans [A]. 见：戎嘉余，方宗杰，吴同甲，理论古生物学文集 [C]. 南京：南京大学出版社，1—19

Zhou ZY（周志炎），1994. Heterochronic origin of *Ginkgo biloba*-type ovule organs [J]. *Acta Palaeontol Sin*（古生物学报），**33**（2）：131—139

Zhou ZY，Zheng SL，2003. The missing link of *Ginkgo evolution*. *Nature*，**423**：821—822

Zimmermann W，1952. Main results of the"Telome Theory"[J]. *Palaeobotanist*，**1**：456—470

Zimmermann W，1959. Die Phlogenie der Pflanzen [M]. Sttutgart：Fisher Verlag，1—777

图版说明

图版Ⅰ 义马银杏（*Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang）产于河南义马中侏罗世义马组

1，2. 胚珠器官具2或3个胚珠；胚珠单独着生在珠柄顶端的珠托中，×1；3. 叶片具分叉的叶脉和树脂体，×3；4. 从石块上分离出来的压缩的胚珠，×3；5. 黏附在叶角质层上的花粉粒，×700；6. 叶上表皮角质层，不具气孔器，左侧伸长细胞为叶脉位置，×150；7. 叶下表皮角质层，可见3个气孔器，左侧伸长细胞为叶脉位置，×150；8. 一气孔器具稍微下陷的保卫细胞；两个侧位的副卫细胞的外侧各有一个乳突，×700；9. 叶片放大示维管束（中）、树脂体（左下）和经压缩变形的叶肉组织，×50

图版Ⅱ 赫勒义马果 *Yimaia hallei*（Sze）Zhou et Zhang 产于河南义马中侏罗世义马组

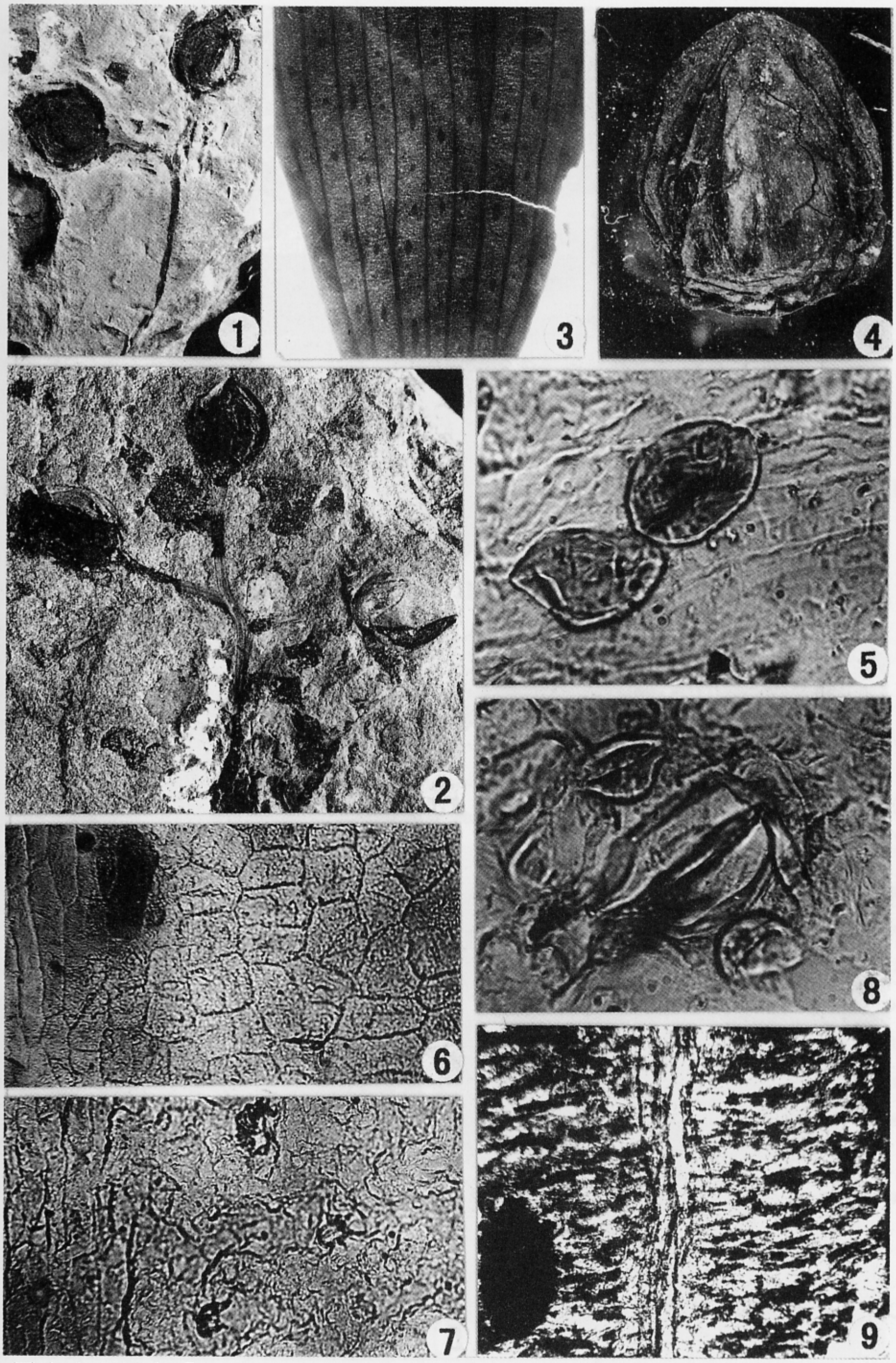
1. 叶部化石，×1；2. 叶上表皮角质层，示一个气孔器及黏附的花粉粒，×400；3. 叶片放大示叶脉间的叶肉组织和两个不同形状的树脂体，×40；4. 芽鳞的角质层及所含的树脂体，×60；5. 胚珠器官，总柄顶端簇生9个（1个在背面）胚珠，×3；6，7. 叶片上下表皮角质层，右侧伸长细胞为叶脉位置；上表皮气孔器明显地少于下表皮，×160

Explanation of Plates

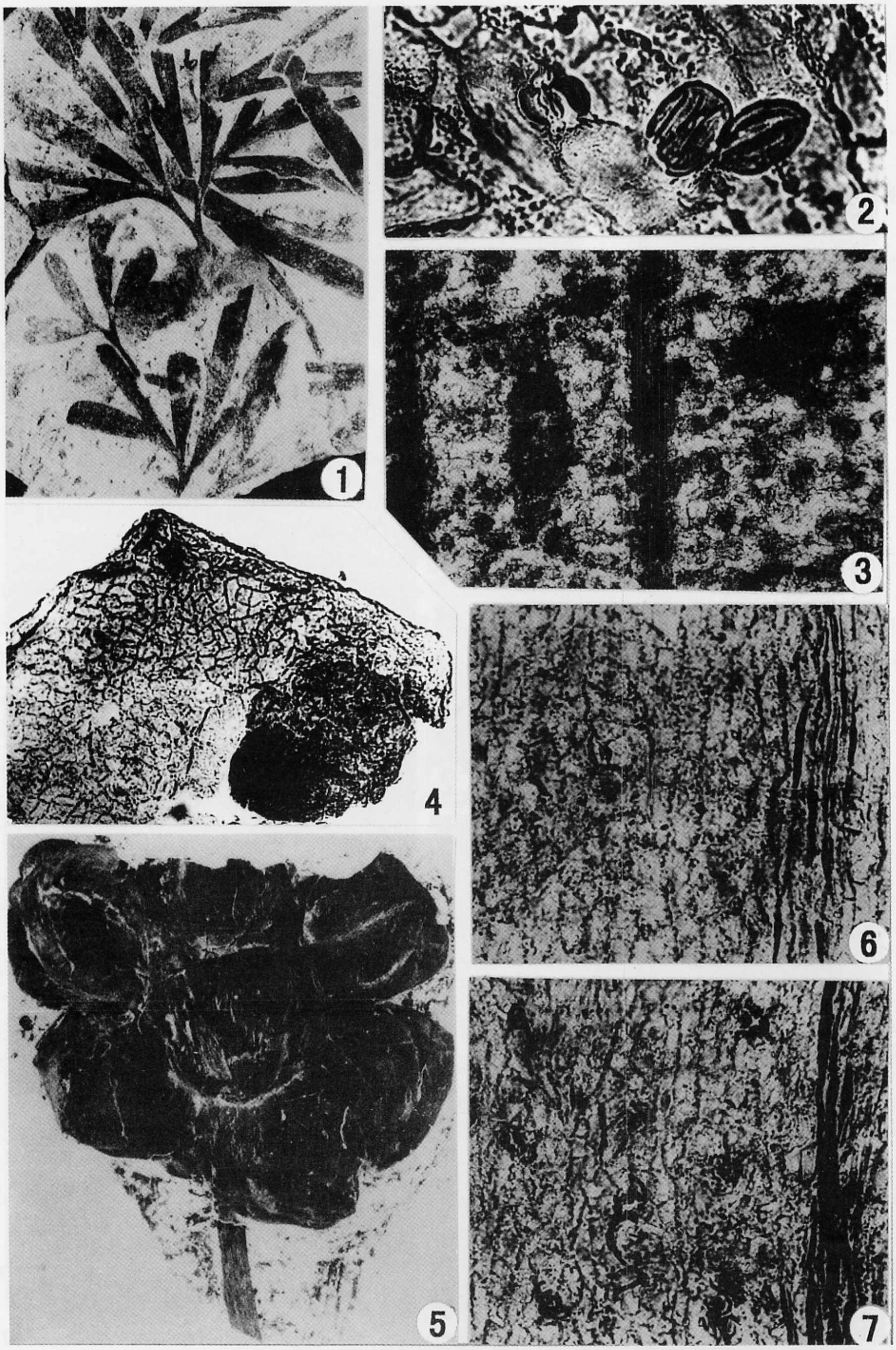
Plate Ⅰ *Ginkgo yimaensis* Zhou et Zhang from the Middle Jurassic Yima Formation of Henan

1，2. Ovulate organs with 2 or 3 ovules in the collars at the tope of pedicels，×1；3. Lamina showing bifurcating veins and resin bodies. ×3；4. A compressed ovule removed from the matrix，×3；5. Pollen grains sticking on the leaf cuticle，×700；6. Leaf upper cuticle without stomata，the vein course of which is represented by elongate cells on the left side，×150；7. Leaf lower cuticle showing 3 stomata，with the vein course also on the left side，×150；8. A stoma with slightly sunken guard cells and papillae on the lateral subsidiary cells，×700；9. Enlarged lamina showing the vascular bundle（middle），resin body（lower left）and deformed mesophyll，×50

Plate Ⅱ *Yimaia hallei*（Sze）Zhou et Zhang from the Middle Jurassic Yima Formation of Henan 1. Leaves，×1；2. Leaf upper cuticle showing a stoma and an associated pollen grain，×400；3. Enlarged lamina showing mesophyll，veins and two resin bodies，×40；4. Cuticle and a resin body of a bud scale，×60；5. Ovulate organ with 9 ovules（one on the back）at the distal end of peduncle，×3；6，7. Leaf upper and lower cuticles showing the vein course on the right side；stomata being much less in number in the upper cuticle，×160



周志炎：图版 I　　ZHOU Zhi-Yan : Plate I



周志炎：图版Ⅱ ZHOU Zhi-Yan : Plate Ⅱ